Pedobiologia 27, 115—132 (1984)

Institut für Zoologie der Universität Innsbruck, Österreich

# Bestand und jahreszeitliche Dynamik der Bodenmakrofauna in einem inneralpinen Eichenmischwald (Tirol, Österreich)

E. Meyer, I. Schwarzenberger, G. Stark und G. Wechselberger

Mit 7 Abbildungen

(Angenommen: 84-02-06)

## 1. Einleitung

Im außeralpinen Mitteleuropa wurde die Bodenmakrofauna in Laubwäldern schon früh mit quantitativer Methodik und nach produktionsbiologischen Gesichtspunkten oder auch hinsichtlich ihrer Bedeutung für die Zersetzungsprozesse der Laubstreu untersucht (Bornebusch 1930, van der Drift 1951, Dunger 1958). Auch im Rahmen des Internationalen Biologischen Programms gehörten Laubwälder zu den intensiv untersuchten Ökosystemen. Rezente kritische Zusammenfassungen und vergleichende Analysen der strukturellen und funktionellen Eigenheiten der Bodentiergemeinschaften vermitteln ein Bild über das umfangreiche Datenmaterial und die stark erweiterten Kenntnisse (Swift *et al.* 1979, Petersen & Luxton 1982).

Im Alpenraum geschahen erste quantitative Untersuchungen über die Bodenfauna hauptsächlich in der subalpinen bis subnivalen Region (Diem 1903). In Tallagen standen, infolge praktisch-bodenkundlicher Überlegungen, Analysen von Tiergemeinschaften in Gründland- und Ackerböden im Vordergrund (Franz 1950). Das Wissen über Bodentiergemeinschaften in Wäldern des Alpenraumes basiert vorwiegend auf den umfangreichen Arten- und Standortlisten, die mit inventarisierender Zielsetzung erarbeitet wurden und jahreszeitliche Aspekte und Mengenverhältnisse weitgehend unberücksichtigt ließen (Franz 1975).

Für unsere Untersuchungen ergab sich folgende Aufgabenstellung: Nach Ergebnissen einer einjährigen Probenserie werden die Struktur und die Abundanz- und Biomassendynamik der Bodenmakrofauna dieses, im inneralpischen (Ellenberg 1978) Klimabereich gelegenen, Eichenmischwaldes charakterisiert. Dabei ist ein Vergleich mit den bekannten bodenzoologischen Befunden aus anderen Laubwaldtypen Mitteleuropas (Dunger 1958, Volz 1962, Schauermann 1977, Friebe 1982, Schaefer 1982) naheliegend. Die weitere Verarbeitung des gewonnenen Tier- und Datenmaterials soll jedoch zu Populationsanalysen ausgewählter Arten führen und damit die Gegenüberstellung von Lebenszyklus-Charakteristika von Bodentieren aus verschiedenen Höhenlagen der Zentralalpen ermöglichen (Meyer 1979, 1981, 1983).

## 2. Untersuchungsgebiet

### 2.1. Lage und Vegetation

Der besammelte Eichenmischwald, ein Rest (ca. 4 ha Holzbodenfläche) einer ehemals ausgedehnten Laubwaldbestockung im Tiroler Inntal, liegt auf dem Schwemmkegel des Stamser Baches (Oberinntal, 671 m ü. M., 47°17′ n. Br. und 10°59′ ö. L.) und ist umgeben von Grünland und Äckern. Die Erhaltung verdankt dieser Laubwald vor allem seiner Schutzfunktion gegen Muren und Hochwasser (Leys & Jäger 1973). Die vorherrschende Baumart ist die Stieleiche *(Quercus robur)*. Im besammelten Areal beträgt ihr mittlerer Brusthöhendurchmesser 55 cm, der minimale 36 cm, der maximale 86 cm. Das Alter der starkstämmigen Eichen reicht bis 300 Jahre. Junge Eichen fehlen

fast völlig. Daneben kommen noch Traubenkirsche *(Prunus padus)*, Winterlinde *(Tilia cordata)*, Bergulme *(Ulmus glabra)* und Eberesche *(Sorbus aucuparia)* vor. Vorherrschende Sträucher sind *Cornus sanguinea, Corylus avellana, Crataegus monogyna, Euonymus latifolia, Lonicera xylosteum* und *Viburnum opulus*. Der krautige Unterwuchs wird durch den bestandesbildenden Geißfuß *(Aegopodium podagraria)* bestimmt, nach ELLENBERG (1978) eine charakteristische Pflanze für mäßig feuchten bis feuchten Boden. Auf Grund des individuellen Charakters dieses Waldtyps wäre eine Einordnung in bekannte mitteleuropäische Assoziationen erst bei eingehender pflanzensoziologischer Analyse möglich. Diese steht aber noch aus. Vom Standort und von der Artenzusammensetzung dürfte dieser Wald mit Sicherheit der Gesellschaft der Hartholzauen anzuschließen und zunächst in den Verband des Alno-Padion [≙ Alno-Ulmion] (WILMANNS 1978) einzuordnen sein.

Auf einem grusig-blockigen Schwemmkegelmaterial aus Quarzphyllit des Stamser Baches hat sich ein flachgründiger Ranker gebildet. Die Bodenart ist ein humoser Sand. Man kann einen $A_{h1}$ (humoser schwach steiniger Sand) und einen $A_{h2}$ (steiniger, schwach humoser Sand) unterscheiden. Die Humusform ist ein mullartiger Moder mit Tendenz zu typischem Mull ($p$H = 5,1). Die drei vertikalen Probenschichten werden in der Folge von oben nach unten mit Stratum *a*, *b* und *c* bezeichnet und entsprechen den Bodenhorizonten $O_l$, $O_f/A_{h1}$ und $A_{h2}/C$.

### 2.2. Temperatur und Niederschlag

Nach Aufzeichnungen der ca. 7 km entfernten Klimastation Haiming liegt der durchschnittliche Jahresniederschlag (1931 bis 1960) bei 706 mm (FLIRI 1975). Die Jahresniederschlagsmenge im angrenzenden Dorf Stams[1]) betrug im Jahr 1979 939 mm und 1980 679 mm. Charakteristische Wetterparameter aus dem Untersuchungsgebiet sind in Tabelle 1 zusammengefaßt. Streu- und Bodentemperaturen wurden von einem Schreiber mit Bimetallmeßwerk (Goerz-Thermoskript) aufgezeichnet (Abb. 1).

## 3. Methodik und Tiermaterial

### 3.1. Probenentnahme

Von Juni 1980 bis Juni 1981 wurden in ungefähr monatlichen Abständen jeweils 7 Parallelproben mit drei vertikalen Schichten entnommen. Die oberste Schicht (Stratum *a*) bildete die lockere größtenteils unzersetzte Laubstreu ($O_l$-Horizont), deren Mächtigkeit je nach Jahreszeit und Sammelpunkt 2 bis 7 cm betrug. Diese lose Schicht konnte mit der Hand entnommen werden, der Bodenstecher diente dabei zur Abgrenzung des Probenareals. Die darunter anschließende Schicht (Stratum *b*) enthält die verfestigte fermentierte Laubschicht ($O_f$-Horizont) und den obersten Teil der Humusauflage ($A_{h1}$-Horizont). Dieses Stratum entspricht gleichzeitig auch der Hauptwurzelzone des krautigen Unterwuchses. Die dritte und unterste Schicht (Stratum *c*) ist sehr inhomogen und je nach Mächtigkeit des $A_{h2}$-Horizonts mit dem sandig-grusigen Schwemmkelgematerial (C-Hori-

Tabelle 1. Charakteristische Wetterparameter für den Eichenmischwald bei Stams (671 m ü. M.) zwischen Juli 1979 und Juni 1981

| | Bodentemperatur °C (10 cm u. Fl.)*) | Streutemperatur °C | Lufttemperatur °C (außerhalb des Waldes, 2 m Höhe) | Niederschlag mm, Jahressumme |
|---|---|---|---|---|
| Maximale mittlere Tagestemperatur | 15,5 (6. 8. 80) | 17,0 (18. 7. 79) | 25,2 (14. 6. 80) | |
| Absolutes Maximum | 16,5 (15. 6. 81) | 19,0 (18. 7. 79) | 34,4 (14. 6. 80) | |
| Minimale mittlere Tagestemperatur | —2,0 (18. 1. 80) | —8,5 (28. 1. 80) | —15,2 (9. 12. 80) | |
| Absolutes Minimum | —2,0 (20. 1. 80) | —10,5 (28. 1. 80) | —18,0 (23. 1. 81) | |
| Anzahl der Tage unter 0 °C im Mittel | ca. 60 | ca. 164 | 150 | |
| Anzahl der Tage über 15 °C im Mittel | ca. 20 | ca. 16 | 163 | |
| Jahresmittel 1979 | — | — | 7,9 | 1979: 939 |
| Jahresmittel 1980 (12. 1. 80 bis 14. 1. 81) | 6,3 | 5,8 | 7,4 | 1980: 679 |

*) u. Fl. = unter Flur.

[1]) Meßstelle Stams des Hydrographischen Dienstes beim Amt der Tiroler Landesregierung.

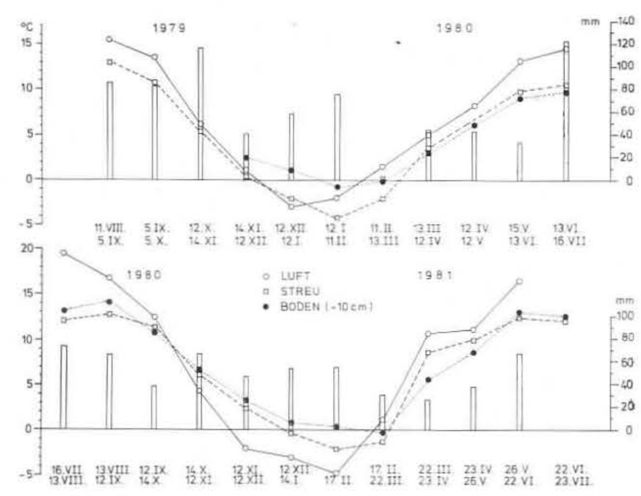


Abb. 1. Mittlere monatliche Lufttemperatur (außerhalb des Waldes), Streu- und Bodentemperaturen im Eichenmischwald bei Stams (Kurven) und Niederschlagssummen (Säulen).

zont) verschieden stark durchmischt. Die Proben aus Stratum *b* und *c* wurden mit einem Bodenstecher (⌀ 30 cm) entnommen und wie die Proben aus Stratum *a* in Stoffsäcken ins Labor transportiert. Die Mächtigkeit der Schichten *b* und *c* betrug jeweils 6 bis 7 cm.

## 3.2. Extraktion

Aus den Streu- und Bodenproben wurden die Tiere nach einer einheitlichen Methode (modifizierter KEMPSON-Apparat, MEYER 1980) ausgetrieben. Die Größe der extrahierten Tiere ist durch eine Maschenweite von 0,5 cm vorgegeben. Als Auffangflüssigkeit diente eine wäßrige Lösung von Pikrinsäure. Der verwendete Extraktionsapparat stellt im Prinzip eine Kombination aus dem „air conditioned funnel extractor" (MACFADYEN 1962) und dem „Kempson bowl extractor" (KEMPSON *et al.* 1963) dar. Nach EDWARDS & FLETCHER (1971) ist die Effizienz dieser beiden Apparate für Makroarthropoden in Waldböden generell hoch. SATCHELL (1971) konnte zeigen, daß die kleinen Förna-Lumbricidae des Waldbodens durch Hitzeextraktion besser erfaßt werden als mit der für Lumbricidae üblichen händischen Sortierung oder mit der Formalinmethode. Da auf Grund des flachgründigen Bodens endogäische Lebensformen unter den Lumbricidae weitgehend fehlen, dürften die ermittelten Abundanzen real sein. Die gebräuchlichste Methode zur Gewinnung von Nackt- und Gehäuseschnecken stellt nach NEWELL (1971) das Auswaschen der Bodenproben oder die Handauslese dar. Trotz der ungenügenden Effizienz der Hitzextraktion (besonders bei Gehäuseschnecken, CORSMANN 1981) rechtfertigt zumindest die Zeitersparnis die Anwendung der dynamischen Methode (vgl. auch HUNTER 1966).

## 3.3. Genauigkeit der Abundanzschätzungen

Es wurde darauf hingewiesen, daß auf Grund der Anwendung einer einheitlichen Extraktionsmethode die diversen Gruppen der Makrofauna naturgemäß unterschiedlich effizient erfaßt werden und systematische Fehler von vornherein einzukalkulieren sind. Auf dieses Problem soll hier jedoch nicht eingegangen werden. Tabelle 2 soll vielmehr die Genauigkeit der Abundanzschätzungen dokumentieren, wie sie sich aus der benutzten Probengröße und -zahl für die einzelnen Gruppen der Makrofauna aus Streu und Boden ergeben hat. Es ist bekannt, daß Bodentiere nur selten zufällig im Substrat verteilt sind (WALLWORK 1976). Auch in augenscheinlich homogenen Standorten ist der Standardfehler des Mittelwertes (S. E.) für kaum eine taxonomische Gruppe kleiner als 10% des Mittelwertes (PETERSEN & LUXTON 1982). Wie aus Tabelle 2 ersichtlich ist, ist nur bei Coleopteren-Larven und Dipteren-Larven die Genauigkeit der Dichteschätzung in Streu und Boden gleichmäßig hoch (S. E. von 16,1—21,6%). Einen entsprechenden S. E. erreichen noch Lumbricidae, Coleoptera-Imagines, Gehäuseschnecken, Aranei und Diplopoda, allerdings nur in der Streu. Bei den restlichen Gruppen beträgt der S. E. in der Streuschicht schon mehr als 25%, im Boden sogar über 40% des Mittelwertes.

Unter Berücksichtigung der eben diskutierten S.-E.-Werte und unter Bezugnahme auf die in Abb. 3 dargestellten dominanten Gruppen (= 87% der Gesamtindividuen und 90% der Gesamtbiomasse) ergibt sich für die Schätzung des Jahresmittels der Gesamtabundanz der Makrofauna ein S. E. von ca. 29% und für die Gesamtbiomasse ein S. E. von ca. 26%.

Tabelle 2. Relativer Standardfehler der Abundanzmittelwerte*) für die Tiergruppen der Makrofauna aus Streu und Boden im Eichenmischwald bei Stams

| | n | bis *24* % | | *25* bis *50* % | | > *50* % | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| $O_l$ lose, nicht zersetzte Streu (Stratum *a*) | 77 | Coleoptera Larv. | *16,9* | Pseudoscorpiones | *25,3* | | |
| | | Lumbricidae | *17,0* | Lithobiomorpha | *27,1* | | |
| | | Coleoptera Imag. | *17,5* | Isopoda | *32,2* | | |
| | | Diptera Larv. | *19,9* | Nacktschnecken | *34,5* | | |
| | | Gehäuseschnecken | *20,4* | Geophilomorpha | *43,7* | | |
| | | Aranei | *21,5* | | | | |
| | | Diplopoda | *21,6* | | | | |
| $O_f + A_{h1}$ verfestigte, fermentierte Streu (Stratum *b*) | 77 | Coleoptera Larv. | *16,5* | Gehäuseschnecken | *26,8* | Pseudoscorpiones | *76,9* |
| | | Diptera Larv. | *19,1* | Lumbricidae | *30,5* | Nacktschnecken | *87,1* |
| | | Coleoptera Imag. | *23,5* | Geophilomorpha | *38,2* | | |
| | | Diplopoda | *24,3* | Aranei | *40,4* | | |
| | | | | Lithobiomorpha | *42,2* | | |
| | | | | Isopoda | *48,6* | | |
| $A_{h2} + C$ humos mit Schwemmkegelmaterial vermischt (Stratum *c*) | 66 | Diptera Larv. | *16,1* | Coleoptera Imag. | *40,1* | Geophilomorpha | *61,3* |
| | | Coleoptera Larv. | *21,6* | Lumbricidae | *47,2* | Diplopoda | *64,8* |
| | | | | | | Isopoda | *75,7* |
| | | | | | | Gehäuseschnecken | *81,5* |
| | | | | | | Pseudoscorpiones | *86,1* |
| | | | | | | Lithobiomorpha | *88,3* |
| | | | | | | Aranei | *88,5* |

*) Die Werte wurden aus 77 bzw. 66 (je Stratum) entnommenen Proben (Juni 1980 bis Juni 1981) gemittelt.

## 3.4. Tiermaterial

Das der Auswertung zugrundeliegende Tiermaterial von insgesamt 54174 Individuen der Bodenmakrofauna wurde aus 220 Streu- und Bodenproben gewonnen. Der Großteil der Tiere stammt aus Stratum *a* (67,1 %). Die Ausbeute aus Stratum *b* beträgt 26,2 %, die aus Stratum *c* tritt mengenmäßig zurück (6,7 %).

## 3.5. Gravimetrische Ermittlung der Zoomasse

Die angegebenen Biomassenwerte wurden durch direktes Wägen des in 75%igem Aethanol (Lumbricidae in 4%igem Formalin) konservierten Tiermaterials gewonnen. Dazu wurde der Inhalt der Glastuben auf ein feinmaschiges Sieb entleert und durch Absaugen von unten vom anhaftenden Aethanol befreit. Der Absaugvorgang wurde solange fortgesetzt bis der Aethanolfilm auf dem feinmaschigen Sieb verschwunden war. Je nach Größe, Beschaffenheit und Struktur der Körperoberfläche der konservierten Tiere und der Menge dauerte dieser Prozeß unterschiedlich lang. Anschließend wurde die auf diese Weise behandelte Probe auf einer Mettler-Analysenwaage bzw. einer Sartorius-2405-Mikrowaage gewogen und wieder in 75%iges Aethanol übergeführt. Die einzelnen Werte sind also Aethanol-Feuchtmassen (EFM) nach einer Konservierungszeit von ca. 1 Jahr. Der Massenverlust (Wasserentzug) durch die Lagerung in Aethanol ist je nach Tiergruppe verschieden. Nach Dunger (1958) ist die Lebendmasse von Bodentieren im Durchschnitt um 25 % höher als die Masse des entwässerten (denaturierten) Aethanolmaterials, nach Schauermann (1977) verlor konserviertes Fangdosenmaterial aus Schlüpftrichtern 30—40 % im Vergleich zur restlichen Trockenmasse. Lumbricidae verlieren durch Konservierung in Formalin bis zu 25 % der Lebendmasse (Satchell 1971). Die Massenanalyse bei Pseudoscorpiones ergab einen Verlust von durchschnittlich 8,3 % nach einer Konservierungszeit von ca. einem Jahr (Wäger 1982). Trotz der offensichtlichen Massenverluste durch die Konservierung wurden die ermittelten Aethanol-Feuchtmassen-Werte nicht korrigiert. Um den Vergleich mit Befunden aus anderen Standorten zu erleichtern, werden zusätzlich noch die entsprechenden Trockenmassen (80 °C, 24 h) angegeben. Die Umrechnungen basieren auf den von Meyer (1981), Wäger (1982) und Meyer & Phillipson (1983) ermittelten Feucht-Trockenmassenrelationen.

# 4. Ergebnisse und Diskussion

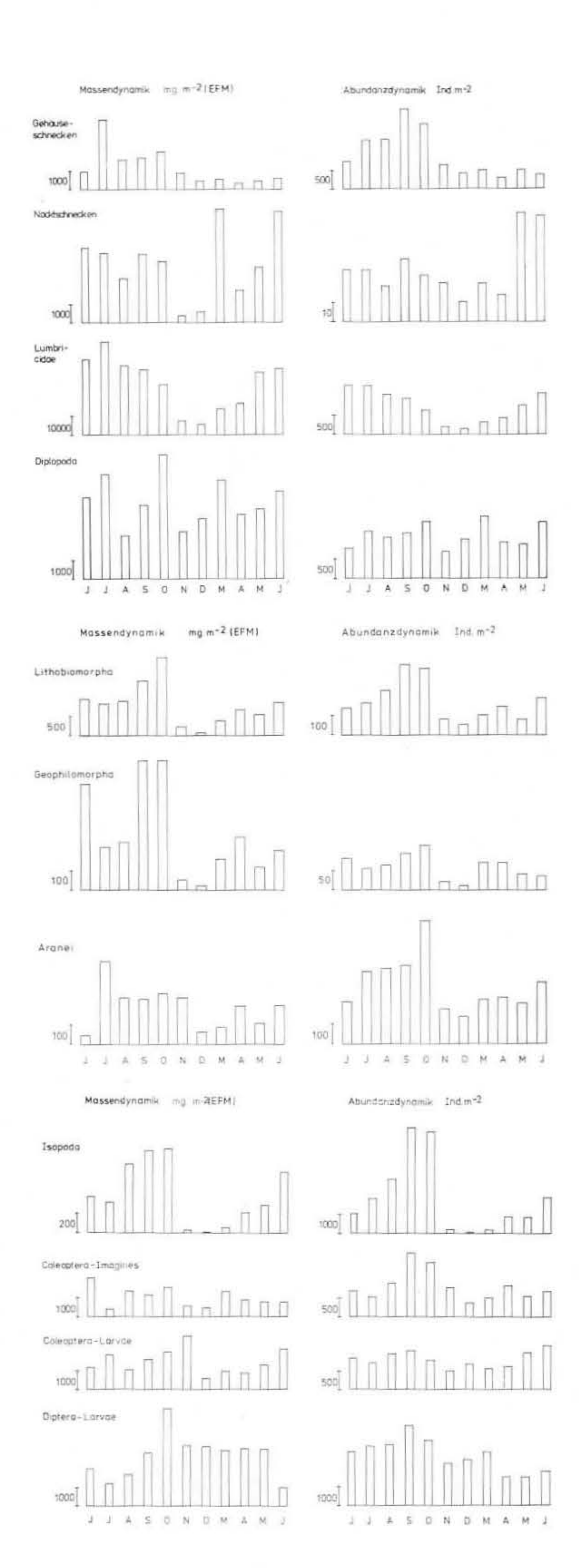
## 4.1. Besiedlungsdichten, Biomassen und Vertikalverteilung dominanter Tiergruppen

### *4.1.1. Gastropoda*

Die Hitzeextraktion ist für eine effiziente Gewinnung von Gastropoden, insbesondere von Gehäuseschnecken, aus dem Waldboden nicht zufriedenstellend (siehe Abschn. 3.2.). Demnach stellt das erhaltene Jahresmittel der Abundanz von Gehäuseschnecken (881 Ind. $m^{-2}$) und Nacktschnecken (27,7 Ind. $m^{-2}$) einen Minimalwert dar. Die entsprechende Biomasse beträgt 305 bzw. 641 mg TM $m^{-2}$. Gastropoda haben damit einen Anteil an der gesamten Makrofaunamasse von 10 % und gehören mit Lumbricidae und Diplopoda zu den drei nach der Biomasse dominanten Gruppen dieses Waldbodens. Nacktschnecken sind sehr deutlich in der losen Streu (Stratum *a*) konzentriert (91,7 % der Tiere), bei Gehäuseschnecken entfallen auf Stratum *a* 81,2 %, auf Stratum *b* 17,9 % (Tabelle 3). Die Populationsentwicklung der Gehäuseschnecken scheint im September und Oktober ihr Maximum zu erreichen, die der Nacktschnecken im Mai und Juni (Abb. 2). Ein Vergleich mit Untersuchungen an Schneckenpopulationen in anderen Waldökosystemen (z. B. Bornebusch 1930: 822—833 mg TM $m^{-2}$, Corsmann 1981: 430 mg aschefreie TM $m^{-2}$, Petersen & Luxton 1982: 200 bis 300 mg TM $m^{-2}$) zeigt, daß die Biomassenschätzungen für Gastropoda in diesem Wald im oberen Bereich der bekannten Werte liegen. Phänologisch scheinen sich die Gehäuseschnekken als Gruppe auffallend ähnlich wie in einem Kalkbuchenwald bei Göttingen zu verhalten, wo die Abundanzdynamik ebenfalls durch ein herbstliches Maximum (besonders der Juvenilen) gekennzeichnet ist (Corsmann 1981). Ohne die Artenzusammensetzung in dieser Ausbeute zu kennen sei ergänzend bemerkt, daß zweimal im Jahr die mittlere Individualmasse der Gehäuseschnecken Minimalwerte erreicht (September und Mai).

### *4.1.2. Lumbricidae*

Lumbriciden sind im untersuchten Waldboden mit einer mittleren Abundanz von 731,4 Ind. $m^{-2}$ und einer entsprechenden Biomasse von 6446 mg TM $m^{-2}$ vertreten (Ta-



Massendynamik mg m-2 (EFM)
Abundanzdynamik Ind m-2
Gehäuse-
schnecken
1000
500
Nacktschnecken
1000
10
Lumbri-
cidae
10000
500
Diplopoda
1000
500
J J A S O N D M A M J
J J A S O N D M A M J
Massendynamik mg m-2 (EFM)
Abundanzdynamik Ind m-2
Lithobiomorpha
500
100
Geophilomorpha
100
50
Aranei
100
100
J J A S O N D M A M J
J J A S O N D M A M J
Massendynamik mg m-2 (EFM)
Abundanzdynamik Ind m-2
Isopoda
200
1000
Coleoptera-Imagines
1000
500
Coleoptera-Larvae
1000
500
Diptera-Larvae
1000
1000
J J A S O N D M A M J
J J A S O N D M A M J

belle 3). Minimale Werte ergaben sich bei Individuenabundanz und Biomasse im Dezember, maximale im Juni und Juli (Abb. 2). Die Fluktuationsrate (siehe Erläuterung Tabelle 3) beträgt 7,2 bei der Individuenabundanz und 8,8 bei der Biomasse. In den Monaten März bis Oktober zeigt die Vertikalverteilung eine Konzentration der Lumbriciden-Biomasse in den oberen beiden Straten (Stratum *a* 74%, Stratum *b* 20,7%). Infolge der viel stärkeren Massenabnahme der Lumbriciden in Stratum *a* im November und Dezember kommt es in diesen beiden Monaten zu einer ausgeglichenen Vertikalverteilung (Stratum *a* 37,3, Stratum *b* 34,3 und Stratum *c* 28,4%. Die mittlere Trockenmasse (TM) eines Individuums beträgt 8,8 mg, in Stratum *a* sogar nur 7,5 mg. Demnach dominieren kleine epigäische Förnawürmer. In der untersten Probenschicht (Stratum *c*) ist die mittlere Individualmasse deutlich höher (25,5 mg TM). Da die Lumbriciden-Ausbeute aus dieser Untersuchung nicht bis auf Art-Niveau ausgewertet ist, soll das am 25. September 1978 am gleichen Standort aus einer einmaligen Formalinaufschüttung (kombiniert mit Handsuche) gewonnene Ergebnis Aufschluß über das zu erwartende Arteninventar geben: *Dendrobaena octaedra* (SAVIGNY), *D. platyura* (ROSA), *Lumbricus terrestris* (LINNÉ), *L. castaneus* (SAVIGNY), *L. rubellus* (HOFFMEISTER), *Octolasium lacteum* (ÖRLEY) und *Allolobophora handlirschi* (ROSA) [KÜBELBÖCK 1979]. Nach der Zusammenstellung von PETERSEN & LUXTON (1982) läßt sich die Lumbriciden-Gemeinschaft dieses inneralpinen Laubwaldes entsprechend der Gesamtbiomasse in der Nähe von Befunden aus einer Reihe von anderen Laubmischwäldern einordnen. Mit 6,4 g TM $m^{-2}$ fällt der Meßwert aus Stams in die frequentierteste Klasse der Biomassenschätzwerte aus vergleichbaren Wäldern. Gemessen an der Individualmasse der Tiere und an der Individuenabundanz liegen Ergebnisse aus einem Eschen-Eichen-Mischwald bei Leipzig (DUNGER 1958) und aus einem rumänischen Buchenwald am nächsten (HONDRU, unveröff., zit. nach PETERSEN & LUXTON 1982). Allgemein liegt die mittlere Individualmasse der Lumbriciden in mullartigen, jedoch tiefgründigeren Waldböden bei 50 mg TM und ist damit fünfmal höher als hier (PETERSEN & LUXTON 1982).

### 4.1.3. *Aranei*

Nach der Individuenabundanz (303,8 Ind. $m^{-2}$) übertreffen Aranei die anderen räuberischen Gruppen der Bodenmakrofauna. Die mittlere Individualmasse (0,20 mg TM) und die Gesamtbiomasse (61 mg TM $m^{-2}$) zeigen, daß kleine Arten und/oder juvenile Tiere größerer Arten in den Ausbeuten dominieren. Bei einer mit derselben Methode durchgeführten Untersuchung an Spinnenpopulationen aus der Streu eines Sauerhumusbuchenwaldes bei Göttingen (R. ALBERT 1977, SCHAUERMANN 1977) ergaben sich höhere Abundanz- und Biomassenwerte. Die gleich große Individualmasse der Tiere (0,21 mg TM) spricht aber für eine ähnliche Größenklassenstruktur der Spinnen in jener Waldstreu. Die jahreszeitliche Dynamik ist nur schwach ausgeprägt (Abb. 2), die Fluktuationsrate dementsprechend gering (4,5 bei Individuen, 7,1 bei der Biomasse). Die vertikale Verteilung läßt eine eindeutige Bevorzugung der losen, grob strukturierten Streu (Stratum *a*: 86,1%) erkennen (Tabelle 3).

### 4.1.4. *Pseudoscorpiones*

Die Pseudoskorpione sind mit zwei Arten vertreten. Es dominiert (99%) *Neobisium carcinoides* (HERMANN), *Neobisium sylvaticum* (LEACH) fand sich nur sporadisch. Die Gesamtabundanz beider Arten beträgt 117 Ind. $m^{-2}$, die entsprechende Biomasse 17 mg TM $m^{-2}$ (Tabelle 3). Die Abundanzdynamik ist unimodal mit einem Maximum im Oktober (233 Ind. $m^{-2}$) und einem Minimum im April/Mai (WÄGER 1982).

### 4.1.5. *Isopoda*

Wie bei anderen Arbeiten aus Laubwäldern Mitteleuropas beziehen sich die Angaben über Besiedlungsdichten und Biomassen von Isopoden auch hier fast ausschließlich auf die

---

Abb. 2. Jahreszeitlicher Massen- und Abundanzwechsel dominanter Tiergruppen der Bodenmakrofauna im Eichenmischwald bei Stams.

kleinen Tiere der Gattung *Trichoniscus*. Denn nur diese Formen scheinen annähernd gleichmäßig verteilt in der Streu zu leben. Das Jahresmittel der Abundanz beträgt 1846 Ind. $m^{-2}$ (Tabelle 3). Die saisonale Fluktuation ist außerordentlich stark. Im Dezember fällt die Abundanz auf 35 Ind. $m^{-2}$, im Septebmer erreicht sie ein Maximum von 5467 Ind. $m^{-2}$ (Abb. 2). Die mittlere Biomasse beträgt 146 mg TM $m^{-2}$. Angaben aus einem dänischen Laubwald (164 mg TM $m^{-2}$) liegen geringfügig darüber, jene aus einem englischen Laubwald knapp darunter (105 mg TM $m^{-2}$) (PETERSEN & LUXTON 1982). SCHAEFER (1982) nennt für einen Kalkbuchenwald bei Göttingen eine Isopoden-Biomasse von 36 mg TM $m^{-2}$. Die mittleren Individualmassen liegen allgemein (wie auch hier) bei 0,1—0,2 mg TM. Im untersuchten Wald war der Großteil der Isopoden in Stratum *a* (79,9%), 19,4% in Stratum *b* und in Stratum *c* ein verschwindend kleiner Anteil vertreten. Die absolute Abundanzdynamik in den drei Straten gibt keine Hinweise auf eventuelle jahreszeitliche vertikale Umschichtungen. Der drastische Populationsrückgang (vor allem in Stratum *a*) von Oktober auf November muß andere Gründe haben (Aufsuchen von speziellen Überwinterungsplätzen?). In einem englischen Laubwald konnte STANDEN (1973) für *Trichoniscus pusillus* (BRANDT) keine so starke Dynamik feststellen.

### 4.1.6. *Chilopoda*

Die mittlere Gesamtabundanz der Chilopoden beträgt 228,7 Ind. $m^{-2}$, ihre entsprechende Biomasse 186 mg TM $m^{-2}$. Diese Werte sind etwa gleich hoch wie Zahlen aus einem Birken-Erlenwald in NW-England (WIGNARAJAH & PHILLIPSON 1977), einem Eschen-Eichen-Mischwald bei Leipzig (DUNGER 1958) oder einem Sauerhumusbuchenwald im Solling (A. M. ALBERT 1977). Im Stamser Wald erreichen Geophilomorpha einen Anteil von etwa einem Drittel an der Gesamtbiomasse der Chilopoda (Tabelle 3). Der Anteil der Geophilomorpha kann je nach Standort vernachlässigbar klein sein (A. M. ALBERT 1977) oder, wie in einem südenglischen Buchen-Eichenwald, jenen der Lithobiomorpha um vieles übertreffen (ROBERTS 1957, zit. nach A. M. ALBERT 1979). Abgesehen von den schlecht erfaßten großen räuberischen Käfern gehören Lithobiomorpha (0,81 mg TM $Ind.^{-1}$) und Geophilomorpha (0,84 mg TM Ind. $^{-1}$) zu den größten Räubern innerhalb der Detritus-Nahrungskette. Verglichen mit einer bezüglichen Zusammenstellung von PETERSEN & LUXTON (1982) liegen die Individualgewichte der Stamser Tiere im unteren Bereich der großen Amplitude zwischen 0,5 und 8 mg TM. Die jährliche Fluktuationsrate ist bei Chilopoda deutlich höher als bei Diplopoden, Coleopteren oder Dipteren-Larven. Die Individuenabundanz ändert sich um den Faktor 7,5 bzw. 11,6, die Biomasse sogar um den Faktor 32,8 bzw. 28,1. Die saisonalen Maxima fallen auf die Monate September und Oktober (Abb. 2). Wie Populationsanalysen an *Lithobius*-Arten (A. M. ALBERT 1977, 1979, und WIGNARAJAH & PHILLIPSON 1977) zeigten, lassen sich plötzliche Populationsschwankungen am ehesten aus den wechselnden Temperatur- und Feuchtigkeitsbedingungen erklären. Die lange Entwicklungsdauer der Arten (2—6 Jahre) sorgt ansonsten für eine ausgeglichene jahreszeitliche Abundanzdynamik.

Bezeichnend ist die vertikale Verteilung der beiden Chilopoden-Gruppen. Lithobiomorpha leben zum überwiegenden Teil (77,7%) im Stratum *a*. Die an den Aufenthalt in engsten Lebensräumen besser angepaßten Geophilomorpha sind im Stratum *a* nur mit 40,2% vertreten, 43,2% stammen aus Stratum *b*. Zusammen mit den Coleopteren- und Dipteren-Larven gehören letztere zu den wenigen Gruppen, die auch das Stratum *c* mit mehr als 10% Anteilen besiedeln.

### 4.1.7. *Diplopoda*

Individuen- und Biomassenzahlen der Diplopoda sind im untersuchten Laubwald sehr hoch (Jahresmittel: 1128 Ind. $m^{-2}$ bzw. 1,5 g TM $m^{-2}$, Tabelle 3). Ähnlich hohe Werte meldet noch BLOWER (1979) aus einem Laubmischwald in N-Wales und argumentiert damit, daß in jenem Waldboden von den Diplopoden die Rolle der Mull formenden Regenwürmer übernommen wird. Wie bisherige Auswertungen zeigen, dominiert im Stamser Wald

*Enantiulus nanus* [= *Leptophyllum nanum*] (LATZEL). In anderen quantitativen Untersuchungen von Diplopoden-Populationen in verschiedenen Laubwäldern Europas dominieren andere Iuliden-Arten (DUNGER 1958, BLOWER 1970, LOKSA 1973, GEOFFROY 1981). Lediglich in einem Traubeneichen- (Zerreichen-) Bestand in Ungarn (570—650 m) (LOKSA 1979) und in einem Alno-Fraxinetum im Schweizer Mittelland (430 m) (PEDROLI-CHRISTEN 1981) ist ebenfalls *Enantiulus nanus* der individuenreichste Diplopode. Nach den Artenlisten für ostalpine Laubwälder (FRANZ 1975) tritt *E. nanus* sehr häufig in Laubmischwäldern auf, in denen Buche, Hainbuche oder Eiche dominieren.

Bemerkenswert ist, daß Diplopoda in Stams die geringste Fluktuationsrate (2,3) aller berücksichtigten Gruppen zeigen. Sowohl Abundanz- als auch Massendynamik zeigen jahreszeitlich geringe Schwankungen. Die Lebenszyklus-Charakteristik (lange Lebensdauer und Überlappen mehrerer Generationen) sorgen anscheinend während des ganzen Jahres für ein gleichbleibendes Populations-Niveau. Diplopoda gehören weiter im untersuchten Wald zu den wenigen Gruppen, deren Individuenzahlen in der verfestigten fermentierten Zone (Stratum *b*) höher (59,9 %) sind als in der losen Streu (Stratum *a*: 32,9 %). In den Wintermonaten verschwinden die Diplopoden fast vollständig aus Stratum *a*. Dabei handelt es sich, wie die absoluten Zahlen zeigen, um eine wirkliche Vertikalverschiebung nach Stratum *b*. Entsprechend ist auch am Ende des Winters (März) die Diplopodenbiomasse im Stratum *b* am größten.

### *4.1.8. Coleoptera*

Coleoptera (Larven und Imagines) bilden mit einer mittleren Besiedlungsdichte von 1575 Ind. $m^{-2}$ und einer Biomasse von 585 mg TM $m^{-2}$ einen wesentlichen Bestandteil der Makrofauna dieses Waldbodens (Tabelle 3). Die mittlere Individualmasse der Larven beträgt 0,28 mg TM, die der Imagines 0,46 mg TM. Dies bedeutet, daß in den Ausbeuten sowohl bei den Larven als auch bei den Imagines kleine Individuen dominieren. Zur Erfassung der laufaktiven, großen Käfer der obersten Streulage dürfte das Probenareal zu klein gewesen sein. Denn in anderen Wäldern sind Coleoptera mit Individualmassen zwischen 1 und 2 mg TM (BORNEBUSCH 1930, SCHAUERMANN 1977) oder sogar bis zu 5 mg TM (DUNGER 1958) vertreten. Infolge der Inhomogenität der Gruppe erscheint bei Coleoptera eine Interpretation der Massen- und Abundanzdynamik schwierig (Abb. 2). Die Fluktuationsraten sind bei Larven und Imagines gering (Tabelle 2). Bei Coleopteren-Larven ist die Verteilung auf die vertikalen Probenfraktionen erstaunlich ausgeglichen (Stratum *a*: 38,9 %, Stratum *b*: 39,6 % und Stratum *c* 21,5 %).

### *4.1.9. Dipteren-Larven*

Dipteren-Larven sind im untersuchten Wald mit sehr hoher Abundanz vertreten (Jahresmittel: 2568 Ind. $m^{-2}$, 286 mg TM $m^{-2}$, Tabelle 3). Von den zahlreichen Angaben bei PETERSEN & LUXTON (1982) überragen nur Ergebnisse aus einem Sauerhumusbuchenwald im Solling (ALTMÜLLER 1979) und aus einem Laubmischwald in NW-England (RUSSEL-SMITH, unveröff.) die Abundanzschätzungen aus dem Stamser Eichenmischwald. In jenen beiden Fällen diente zur Extraktion eine spezifische Spül- und Flotationsmethode. Beinahe identische Zahlen gibt SCHAEFER (1982) für einen Kalkbuchenwald bei Göttingen an. Bemerkenswert ist die, für Diptera-Larven schwach ausgeprägte, saisonale Dynamik. Die höchsten Individuenzahlen wurden im September (4114 Ind. $m^{-2}$), die niedersten im April, Mai (1412 Ind. $m^{-2}$) festgestellt (Abb. 2). Die Fluktuationsrate beträgt nur 2,9. In anderen Fällen (ALTMÜLLER 1979, MOLLON 1982, FRIEBE 1982) ergaben sich bedeutend höhere Raten (Verhältnis von Abundanzmax. zu Abundanzmin.: 26500 bzw. 1042). In jenen Fällen dominierte jeweils eine einzige Familie sehr stark. Die ausgeglichene saisonale Repräsentanz der Dipteren-Larven im Stamser Wald läßt eine höhere Familien/Artendiversität vermuten. Vertikal besiedeln Diptera-Larven wie Geophilomorpha und Coleoptera-Larven auch das Stratum *c* (13,9 %) mit einem bedeutenden Anteil.

Tabelle 3. Mittlere Besiedlungsdichte, Biomasse, Dominanzstruktur und Vertikalverteilung der Tiergruppen der Makrofauna in Streu und Boden des Eichenmischwaldes bei Stams[1])

| | Abundanz Ind. $m^{-2}$ | Dominanz % | Fluktuationsrate[2]) | Vertikalverteilung (%) | | | Biomasse EFM mg $m^2$ | Dominanz % | Fluktuationsrate | Trockenmasse TM mg $m^2$ | mg TM $Ind.^{-1}$ |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | | $O_l$ | $O_f + A_{h_1}$ | $A_{h_2} + C$ | | | | | |
| Gehäuseschnecken | 881,0 | *8,7* | 7,1 | *81,2* | *17,9* | *0,9* | 1172 | *2,7* | 11,5 | 305 | 0,35 |
| Nacktschnecken | 27,7 | *0,3* | 5,7 | *91,7* | *8,3* | — | 3051 | *7,1* | 15,7 | 641 | 23,14 |
| Lumbricidae | 731,4 | *7,2* | 8,7 | *78,0* | *18,9* | *3,1* | 26857 | *62,8* | 8,8 | 6446 | 8,81 |
| Aranei | 303,8 | *3,0* | 4,5 | *86,6* | *13,0* | *0,4* | 210 | *0,5* | 7,1 | 61 | 0,20 |
| Opiliones | 32,2 | *0,3* | — | *95,1* | *4,3* | *0,6* | 87 | *0,2* | — | 17 | 0,53 |
| Pseudoscorpiones | 117,2 | *1,2* | 7,4 | *92,5* | *6,7* | *0,8* | 56 | *0,1* | 10,4 | 17 | 0,15 |
| Diplopoda | 1127,6 | *11,6* | 2,3 | *32,9* | *59,5* | *7,6* | 4046 | *9,5* | 2,8 | 1457 | 1,29 |
| Symphyla | 437,9 | *4,3* | 6,1 | *2,4* | *63,5* | *34,1* | 13 | *0,1* | 14,5 | 2 | — |
| Geophilomorpha | 58,7 | *0,6* | 11,6 | *40,2* | *43,2* | *16,6* | 290 | *0,7* | 28,1 | 49 | 0,84 |
| Lithobiomorpha | 170,0 | *1,7* | 7,5 | *77,7* | *21,1* | *1,2* | 807 | *1,9* | 32,8 | 137 | 0,81 |
| Isopoda | 1846,3 | *18,2* | 154,4 | *79,0* | *19,4* | *1,6* | 399 | *0,9* | 145,7 | 146 | 0,08 |
| Dermaptera | 5,5 | *0,1* | — | *100,0* | — | — | 93 | *0,2* | — | 37 | 6,73 |
| Coleoptera Imag. | 804,4 | *7,9* | 4,5 | *81,7* | *16,1* | *2,2* | 1022 | *2,4* | 4,6 | 368 | 0,46 |
| Coleoptera Larv. | 770,2 | *7,6* | 2,4 | *38,9* | *39,6* | *21,5* | 1448 | *3,4* | 4,9 | 217 | 0,28 |
| Hymenoptera | 52,8 | *0,5* | 2,7 | *67,0* | *25,7* | *7,3* | 20 | *0,1* | 8,6 | 6 | 0,11 |
| Lepidoptera Larv. | 17,2 | *0,2* | 3,7 | *86,5* | *11,9* | *1,6* | 494 | *1,2* | 22,2 | 49 | 2.85 |
| Nematocera Imag. | 62,0 | *0,6* | 17,2 | *64,5* | *33,5* | *2,0* | 28 | *0,1* | 60,5 | 7 | 0,11 |
| Brachycera Imag. | 34,4 | *1,0* | 14,1 | *80,9* | *18,1* | *1,0* | 39 | *0,1* | 29,5 | 10 | 0,29 |
| Diptera Larv. | 2568,4 | *25,3* | 2,9 | *61,5* | *24,6* | *13,9* | 2603 | *6,1* | 5,3 | 286 | 0,11 |
| Insecta Pupae | 26,1 | *0,3* | — | *84,8* | *13,3* | *1,9* | 17 | *0,1* | — | 4 | 0,15 |
| $\sum$ | **10074,8** | | | | | | **42752** | | | **10262** | |

[1]) Befunde aus der Zeit vom Juni 1980 bis Juni 1981.
[2]) Die Fluktuationsrate ergibt sich aus der Division der maximalen durch die minimalen jährlichen Abundanzwerte und ist damit dimensionslos.

## 4.2. Struktur, Dynamik und Verteilung der gesamten Makrofauna in Streu und Boden

### *4.2.1. Struktur*

Die Dominanzwerte (%) in Tabelle 3 erlauben die Struktur der Streu- und Bodenmakrofauna nach Individuen und Massenanteilen zu vergleichen. Trotz der unterschiedlichen Körpergröße der Tiere sind nach beiden Parametern Lumbricidae, Diptera-Larvae, Diplopoda, Gastropoda und Coleoptera die dominierenden Tiergruppen. Die fast ausschließlich durch die Gattung *Trichoniscus* vertretenen Isopoda sind ihrer Masse nach von geringer Bedeutung. Verglichen mit den zahlenreichen (methodisch oft schwer vergleichbaren) Erhebungen über die Bodenmakrofauna in Laubwäldern Mitteleuropas erscheint die Ausstattung der Tiergemeinschaft dieses inneralpinen Mischwaldes bei Stams differenziert und nicht durch Dominieren einer Lebensform-Gruppe gekennzeichnet. Sie steht derjenigen in lockeren Mullböden von Eichen- oder Kalkbuchenwäldern (Bornebusch 1930, Schaefer 1982) mit reichlich krautigem Unterwuchs oder in mäßig feuchten Auen-Mischwäldern (Pruno-Fraxinetum oder Fraxino-Ulmetum; Volz 1962, Dunger 1958) am nächsten. Einschränkend gilt dies nur für die relativen Anteile der dominierenden Gruppen und nicht für die absolute Zoomasse. Denn besonders die Biomasse der Lumbriciden wird entscheidend durch die Mächtigkeit der Humusauflage und/oder durch die, wie in diesem Fall, Unbewohnbarkeit des schon in 20 cm Tiefe anstehenden grusig-blockigen Schwemmkegelmaterials bestimmt. Außerordentlich hoch ist die Abundanz und Biomasse der Diplopoden. Die Zahlen für die anderen Gruppen und die Gesamtmasse der Bodenmakrofauna entsprechen gut den aus zahlreichen anderen Studien aus Laubwäldern des Mull-Typs gemittelten Werten (Petersen & Luxton 1982).

### *4.2.2. Dynamik*

Abb. 3 stellt die jahreszeitliche Dynamik der gesamten Makrofauna dar. Die Individuenabundanz zeigt drei unterscheidbare Niveaus: am individuenärmsten ist der Waldboden von November bis Mai, deutlich höher ist die Abundanz von Juni bis August, und die jahreszeitlichen Höchstwerte werden im September und Oktober erreicht. Massenmäßig lassen sich nur zwei Perioden trennen: von November bis April liegen die Biomassenzahlen deutlich unter dem Jahresmittel, von Mai bis Oktober geringfügig darüber. In Ergänzung dazu zeigt Abbildung 4, durch welche Tiergruppen dieser jahreszeitliche Massenwechsel geprägt wird. Von Mai bis Oktober beträgt der Anteil der Lumbriciden bis zu 70% der gesamten zootischen Biomasse. In der Winterperiode (November bis April) sind auch die Massenanteile der Diplopoden, Dipterenlarven und Coleopteren erheblich.

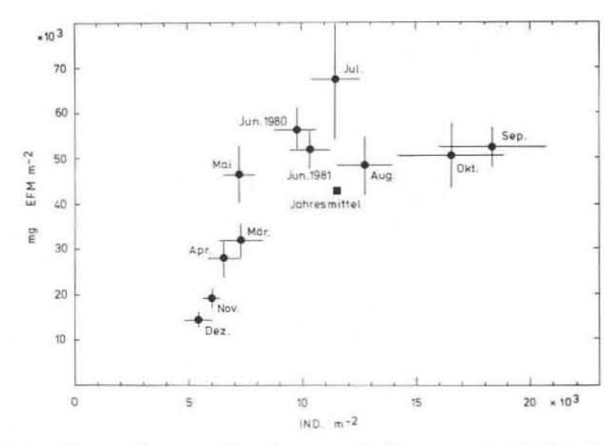



Abb. 3. Jahreszeitliche Dynamik von Abundanz und Biomasse (± S.E.) der gesamten Bodenmakrofauna im Eichenmischwald bei Stams.

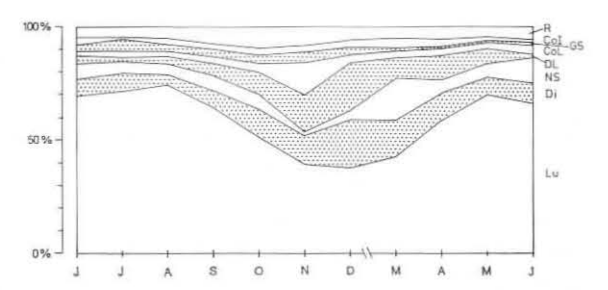



Abb. 4. Saisonale Änderung der Biomassendominanzstruktur der Makrofauna im Eichenmischwald bei Stams. (CoI) Coleoptera-Imagines, (CoL) Coleopteren-Larven, (Di) Diplopoda, (DL) Dipteren-Larven, (GS) Gehäuseschnecken, (Is) Isopoda, (Lu) Lumbricidae, (NS) Nacktschnecken, (R) Rest.

### *4.2.3. Vertikalverteilung*

In Abbildung 5 ist zusammenfassend die vertikale Verteilung der Zoomasse auf die drei Probenschichten dargestellt. Die Konzentration der Makrofauna-Masse auf Stratum *a* ist deutlich (68,5 %). Die starke Besiedlung der wenig zersetzten losen Streu während des ganzen Jahres wird wahrscheinlich nur dadurch möglich, daß dieser Grenzhorizont zum freien Luftraum zur Vegetationszeit durch eine dichte Krautschicht nach oben abgeschirmt ist und dadurch dauernd feucht bleibt. Auch die Temperaturunterschiede zwischen Stratum *a* und *b* sind während des größten Teils des Jahres nur gering (Abb. 1). Dies macht die kaum ausgeprägte jahreszeitliche Vertikalverschiebung der Zoomasse verständlich. Die einzig merkliche Umschichtung geschieht von Oktober auf November, einer Zeit in der eine Temperaturumkehr zwischen Streu und Boden stattfindet. In umgekehrter Weise erfolgt im Frühjahr, bei noch fehlender Krautschicht und Belaubung, eine schnelle Erwärmung der Streu, und dadurch eine rasche Besiedlung des obersten Horizonts. Nach Untersuchungen von FRIEBE (1982) war in einem Rotbuchenwald ohne Krautschicht der $O_l$-Horizont deutlich weniger belebt (20,2 %) als die fermentierte, verfestigte $O_f$-Zone (56,4 %). Temperaturprofile verdeutlichen die stark wechselnden Bedingungen in einer solchen ungeschützten Laublage (BECK & MITTMANN 1982).

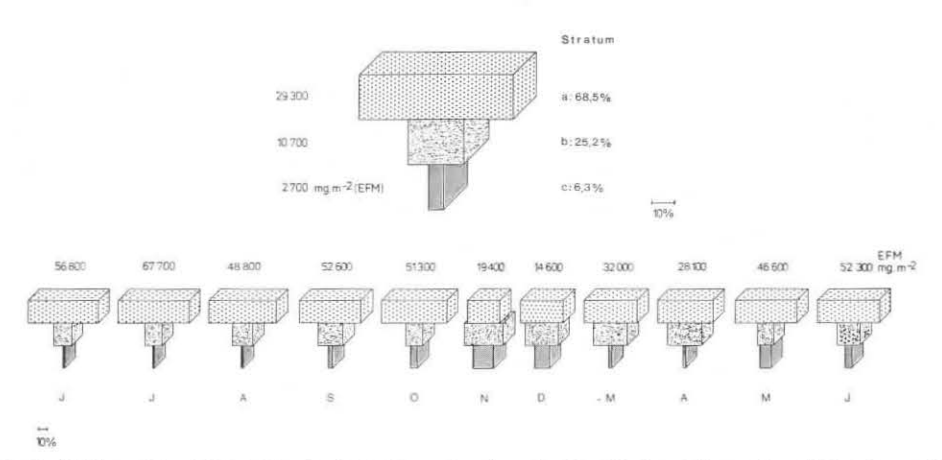



Abb. 5. Mittlere (Juni 1980 bis Juni 1981) und saisonale Vertikalverteilung der Makrofauna-Biomasse auf die Horizonte $O_l$ (Stratum *a*), $O_f$ + $A_{h1}$ (Stratum *b*) und $A_{h2}$ + C (Stratum *c*) im Eichenmischwald bei Stams.

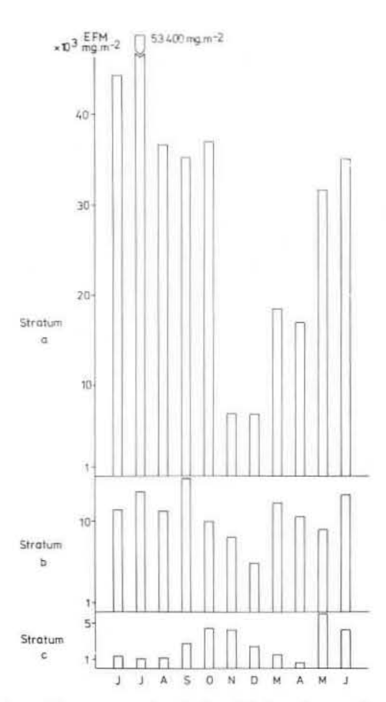



Abb. 6. Absoluter jahreszeitlicher Massenwechsel der Makrofauna in den Horizonten $O_l$ (Stratum *a*), $O_f + A_{h1}$ (Stratum *b*) und $A_{h2} + C$ (Stratum *c*) im Eichenmischwald bei Stams.

### 4.2.4. *Struktur und Massenwechsel in den vertikalen Schichten*

Die nach Straten getrennte Dominanzstruktur der Makrofauna-Biomasse zeigt die durchgehende Bedeutung der Lumbriciden in allen Horizonten mit Anteilen zwischen 61,3 und 63,4% (Tabelle 4). Die weitere Rangordnung ist in den drei Horizonten verschieden. Im Stratum *a* folgen Gastropoda (10,3%) an zweiter Stelle. Diplopoda, Dipteren-Larven und Coleoptera erreichen Anteile zwischen 4 und 6,5%, die restlichen Tiergruppen erreichen zusammen 10%. In Stratum *b* folgen auf die Lumbriciden Diplopoda (18,1%), Dipteren-Larven (6,5% und Coleopteren-Larven (6,0%) und C.-Imagines (2,6%). Die Restgruppen erreichen nur noch 5%. Noch einförmiger und steiler ist das Dominanzgefälle im Stratum *c*. Lumbriciden, Dipteren-Larven, Coleopteren-Larven und Diplopoda erreichen zusammen fast 99% der Gesamtbiomasse.

Auch der absolute saisonale Massenwechsel ist in den Bodenhorizonten unterschiedlich (Abb. 6). In der lockeren Streu (Stratum *a*) ist die jahreszeitliche Dynamik am deutlichsten ausgeprägt. Maximum und Minimum sind klar zu definieren. In Stratum *b* hingegen fehlt ein solch klarer saisonaler Massenwechsel. Im Stratum *c* zeichnet sich sogar eine, den beiden anderen Straten gegenläufige Entwicklung ab.

### 4.2.5. *Trophische Struktur in Streu und Boden*

Bisher wurde die Bodentiergemeinschaft des untersuchten Eichenmischwaldes mit Hilfe der üblichen Parameter, wie Gruppenzusammensetzung, Individuen- und Massendynamik, dem jahreszeitlichen Aspekt- und Massenwechsel und der Vertikalverteilung vorgestellt. Vergleiche mit Befunden aus anderen Wäldern haben gezeigt, daß, in erster Linie durch physikalisch-chemische Standortfaktoren bedingt, die Zusammensetzung der Makrofauna sehr unterschiedlich sein kann, wodurch auch die Dekompositionsabläufe verschieden mitbestimmt werden. In Tabelle 4 sind die Tiergruppen mit deren mittleren Biomasse, nach deren trophischer Zugehörigkeit und nach der vertikalen Verteilung, aufgeführt. Bei den

Tabelle 4. Mittlere (Juni 1980 bis Juni 1981) Biomasse von saprophagen und zoophagen Gruppen der Makrofauna in Streu und Boden des Eichenmischwaldes bei Stams

| mg TM $m^{-2}$ | Stratum*) *a* ($O_l$) | | *b* ($O_f + A_{h1}$) | | *c* ($A_{h2} + C$) | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Saprophage | | | | | | |
| Gastropoda | 884,7 | | 58,6 | | 2,1 | |
| Lumbricidae | 4460,4 | | 1579,2 | | 406,1 | |
| Diplopoda | 668,7 | | 699,1 | | 88,2 | |
| Isopoda | 133,4 | | 12,9 | | 0,2 | |
| Diptera Larv. | 171,5 | | 76,5 | | 38,4 | |
| Σ | 6318,7 | *90,6* % | 2427,1 | *90,5* % | 535,2 | *88,1* % |
| Zoophage | | | | | | |
| Aranei | 50,8 | | 8,9 | | 1,2 | |
| Opiliones | 16,8 | | 0,6 | | — | |
| Pseudoscorpiones | 15,8 | | 0,9 | | 0,1 | |
| Geophilomorpha | 30,7 | | 14,3 | | 4,3 | |
| Lithobiomorpha | 113,0 | | 24,0 | | 0,1 | |
| Σ | 227,1 | *3,3* % | 48,7 | *1,8* % | 5,5 | *0,9* % |
| nicht zugeordnet | | | | | | |
| Coleoptera Imag. | 252,8 | | 100,1 | | 15,1 | |
| Coleoptera Larv. | 70,4 | | 96,9 | | 50,0 | |
| Dermaptera | 37,2 | | — | | — | |
| Hymenoptera | 4,9 | | 0,8 | | 0,3 | |
| Lepidoptera Larv. | 43,3 | | 5,0 | | 1,1 | |
| Nematocera Imag. | 5,5 | | 1,5 | | 0,1 | |
| Brachycera Imag. | 8,1 | | 1,8 | | — | |
| Insecta Pupae | 3,9 | | 0,3 | | 0,1 | |
| Σ | 426,1 | *6,1* % | 206,4 | *7,7* % | 66,7 | *11,0* % |
| **Total** | 6971,9 | *100,0* % | 2682,2 | *100,0* % | 607,4 | *100,0* % |

*) Stratum *a* ($O_l$): lose, größtenteils unzersetzte Streu;
Stratum *b* ($O_f + A_{h1}$): verfestigte fermentierte Streu;
Stratum *c* ($A_{h2} + C$): humos, mit Schwemmkegelmaterial vermischt.

Zoophagen ist die Zuordnung eindeutig, unter den Saprophagen sind nur Lumbricidae, Diplopoda und Isopoda klar detritivor, ein Teil der Gastropoda dürfte fakultativ phytophag oder sogar carnivor sein. Unklar bleiben (ohne weitere taxonomische Aufgliederung) die Verhältnisse bei Coleoptera und Diptera. Trotz dieser Unsicherheiten ist die Bedeutung der saprophagen Gruppen offensichtlich. Ihr Anteil an der Zoomasse des Waldbodens beträgt in allen drei Straten mehr als 90%. Die räuberischen Gruppen dürften, auch unter Berücksichtigung von Coleoptera und Diptera, nie mehr als 5% Anteile erreichen. Im Stratum *b* und *c* ist der Anteil der Räuber noch geringer.

### *4.2.6. Beziehung zwischen Abundanz und Biomasse*

Neben der absoluten Gesamtbiomasse der Saprophaggen ist für die Beurteilung der Geschwindigkeit der Dekompositionsprozesse in der Waldstreu auch die Kenntnis der individuellen Größe der Tiere von Bedeutung. Aus der von van der Drift (1951), Dunger (1958) und Reichle (1968) entwickelten Körpergröße-Konsumptions-Beziehungen ist abzuleiten, daß der Einfluß der Bodenfauna auf die Dekompositionsrate um so höher ist, je größer die saprophagen Bodentiere sind (Swift *et al.* 1979, Dunger 1978). Abbildung 7 gibt für die Bodenmakrofauna des Stamser Eichenmischwaldes graphisch einen Überblick der Abundanz- und Biomassenwerte und der mittleren Individualgewichte der berücksichtigten Tiergruppen. Unter den Saprophagen fällt die Repräsentanz von drei Größenklassen auf. Lumbriciden erreichen eine mittlere Körpergröße von 8,8 mg TM, Diplopoda 1,3 und Dipteren-Larven und Isopoda von 0,11 bzw. 0,08 mg TM. Verglichen mit den Individualgewichten in anderen Laubwäldern sind Diplopoden und Lumbriciden aus diesem Wald im unteren Bereich der Amplitude einzuordnen (Petersen & Luxton 1982). Ihre Rolle

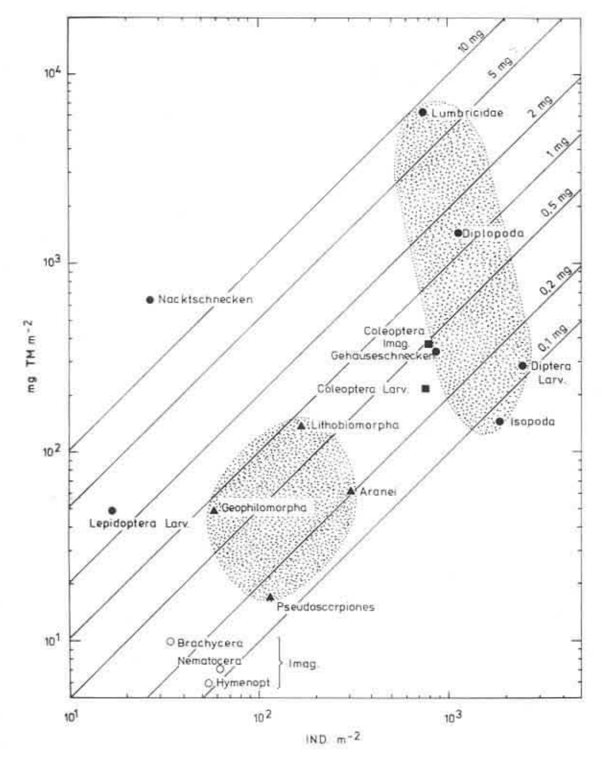



Abb. 7. Beziehung zwischen Abundanz und Trockenmasse (TM) bei den Gruppen der Bodenmakrofauna im Eichenmischwald bei Stams. Die Diagonalen entsprechen den mittleren Individualmassen von 0,1, 0,2, 0,5, 1, 2, 5 und 10 mg. Saprophage Gruppen (●), Zoophage Gruppen (▲), Saprophage/zoophage Gruppen (■); nicht zugeordnete Gruppen (○).

beim Streuabbau dürfte jedoch größer sein, als ihre Individualmassen implizieren. Denn die durch die Bestandesstruktur begünstigte dauernde Durchfeuchtung der Streu erlaubt eine kontinuierliche mikrobielle Aufbereitung und damit eine Verbesserung der von Eiche dominierten Streu. Die Nahrungsqualität dürfte daher besonders während der trockenen Sommermonate konstant hohe Umsatzraten durch die saprophagen Gruppen ermöglichen. Lumbriciden und Diplopoden zeigen bezeichnenderweise auch keinen sommerlichen Populationsrückgang.

Es ist zu erwarten, daß die weitergehende taxonomische Aufschlüsselung Unterschiede und Übereinstimmung zu anderen Bodentiergemeinschaften und Zusammenhänge zwischen der Dynamik der Populationen und Umweltfaktoren deutlicher erkennen lassen wird. Auch für eine vergleichende Betrachtung der Charakteristika der Lebenszyklen in verschiedenen Breitengraden und Höhenlagen ist die weitere Analyse von Art-Populationen Voraussetzung.

## 5. Zusammenfassung

In einem inneralpinen Eichenmischwald mit reichlich krautigem Unterwuchs wurde die Makrofauna zwischen Juni 1980 und Juni 1981 durch 11 Entnahmen von je 7 Streu- und Bodenproben (⌀ 30 cm, 3 Vertikalfraktionen bis 20 cm tief) untersucht. Aus den Proben wurden 54174 Individuen mit Hilfe eines Kempson-Apparates extrahiert. Biomassenwerte wurden durch direktes Wägen des konservierten Tiermaterials ermittelt. Das Jahresmittel der Abundanz der gesamten Makrofauna beträgt 10075 Ind. $m^{-2}$, das der Biomasse 10,3 g TM $m^{-2}$. Maximalwerte im Juli und minimale im Dezember kennzeichnen den unimodalen jahreszeitlichen Massenwechsel. Er wird geprägt von den Lumbriciden mit 62,8% Anteilen an der Gesamtbiomasse. Weitere massendominante Tiergruppen sind Gastropoden (9,8%), Diplopoden (9,1%), Dipteren-Larven (6,1%) und Coleopteren

(5,8 %). Während der Wintermonate erhöht sich der Anteil von Diplopoden und Dipteren-Larven bis auf 20 %. Durchschnittlich leben 68,5 % der Gesamtmasse der Makrofauna in der losen, größtenteils unzersetzten Streu ($O_l$), 25,2 % in der fermentierten (verfestigten) Schicht ($O_f$ + $A_{h1}$) und 6,3 % in $A_{h2}$ + C. Saisonale Vertikalverschiebungen konnten nur bei Diplopoden und Coleopteren-Larven festgestellt werden. Der Anteil der saprophagen Gruppen an der Zoomasse beträgt in allen drei vertikalen Schichten mehr als 90 %. Räuberische Gruppen erreichen nie über 5 %. Verglichen mit Angaben für andere Laubwälder sind die mittleren Individualgewichte der dominierenden saprophagen Gruppen durchwegs kleiner (Lumbricidae 8,8 mg TM, Diplopoda 1,3 mg, Dipteren-Larven 0,11 mg).

## 6. Dank

Wir danken Frau Dr. I. Neuwinger (Innsbruck) für bodenkundliche, Herrn Dr. G. Grabherr (Innsbruck) für vegetationskundliche Spezialistenhilfe, Hernn Dr. W. Schwarz (Stams) für die zeitweise Betreuung der Temperaturschreiber, dem Hydrographischen Dienst beim Amt der Tiroler Landesregierung (Dr. W. Gattermayr) für die Bereitstellung von Temperatur- und Niederschlagswerten. Für Anregungen und Hinweise sei UD Dr. K. Thaler herzlichst gedankt.

Mit Unterstützung durch einen Förderungsbeitrag der Kammer der Gewerblichen Wirtschaft für Tirol und des Landes Vorarlberg.

## 7. Literaturverzeichnis

Albert, R., 1977. Struktur und Dynamik der Spinnen-Populationen in Buchenwäldern des Solling. Verh. Ges. Ökologie, Göttingen 1976, Junk, Den Haag, 83—91.

Albert, A. M., 1977. Biomasse von Chilopoden in einem Buchen-Altbestand des Solling. Verh. Ges. Ökologie, Göttingen 1976, Junk, Den Haag, 93—101.

— 1979. Chilopoda as part of the predatory macroarthropod fauna in forests: Abundance, life-cycle biomass and metabolism. In: Camatini, M. (ed.), Myriapod Biology. Acad. Press, London, 215—231.

Altmüller, R., 1979. Untersuchungen über den Energieumsatz von Dipterenpopulationen im Buchenwald (Luzulo-Fagetum). Pedobiologia **19**, 245—278.

Beck, L., & H. W. Mittmann, 1982. Zur Biologie eines Buchenwaldbodens. 2. Klima, Streuproduktion und Bodenstreu. Carolinea **40**, 65—90. Karlsruhe.

Blower, J. G., 1970. The millipedes of a Cheshire wood. J. Zool. London 160, 455—496.

— 1979. The millipede fauna of two British limestone woods. In: Camatini, M. (ed.), Myriapod biology, Acad. Press London, 203—214.

Bornebusch, C. H., 1930. The fauna of forest soil. Det forstlige forsøgsvaesen i Danmark **11**, Copenhagen.

Bouché, M. B., 1975. Fonction des lombriciens. III. Premières estimations quantitatives des stations francaises du P. B. I. Coll. biologie du sol, Montpellier, 27. mai—2. juin 1973. Rev. Ecol. Biol. Sol **12** (1), 25—44.

Corsmann, M., 1981. Untersuchungen zur Ökologie der Schnecken (Gastropoda) eines Kalkbuchenwaldes: Populationsdichte, Phänologie und kleinräumige Verteilung. Drosera **81** (2), 75—92.

Diem, K., 1903. Untersuchungen über die Bodenfauna in den Alpen. Veröff. Naturw. Ges. St. Gallen **43**, 234—414.

Drift, J. van der, 1951. Analysis of the animal community in a beech forest floor. Tijdschr. Ent. **94**, 1—168.

Dunger, W., 1958. Über die Zersetzung der Laubstreu durch die Boden-Makrofauna im Auenwald. Zool. Jb. Syst. **86**, 139—180.

— 1978. Parameter der Bodenfauna in einer Catena von Rasen-Ökosystemen. Pedobiologia **18**, 310—340.

Edwards, C. A., & K. E. Fletcher, 1971. A comparison of extraction methods for terrestrial arthropods. In: Phillipson, J. (ed.), Methods of study in quantitative soil ecology: population, production and energy flow. IBP Handbook No. **18**, 150—185. Blackwell Sc. Publ. Oxford.

Ellenberg, H., 1978. Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer Sicht. Stuttgart, Ulmer, 981 S.

Fliri, F., 1975. Das Klima der Alpen im Raum von Tirol. Monographien zur Landeskunde Tirols, Folge 1, München, Innsbruck, Wagner, 454 S.

Franz, H., 1950. Bodenzoologie als Grundlage der Bodenpflege. Akademie-Verlag, Berlin, 316 S.

— 1975. Die Bodenfauna der Erde in biozönotischer Betrachtung. Teil I: Textband. Teil II: Tabellenband. Wiesbaden, Franz Steiner, 796 S.; 485 S.

Friebe, B., 1982. Die Makroarthropodenfauna eines Buchenwaldwaldbodens unter besonderer Berücksichtigung der Coleoptera. Diss. Univ. Karlsruhe (TH), 195 S.

Geoffroy, J. J., 1981. Étude d'un écosystème forestier mixte. V. Traits généraux du peuplement de Diplopodes édaphiques. Rev. Écol. Biol. Sol **18** (3), 357—372.

Healy, J. N., & A. Russell-Smith, 1970. The extraction of fly larvae from woodland soils. Soil Biology and Biochemistry **2**, 119—129.

Hunter, P. J., 1966. The distribution and abundance of slugs on a arable plot in Northumberland. J. Anim. Ecol. **35**, 543—557.
Kempson, D., M. Lloyd & R. Ghelardi, 1963. A new extractor for woodland litter. Pedobiologia **3**, 1—21.
Kübelböck, G., 1979. Über Oligochaeten im zentralalpinen Hochgebirge Tirols (Obergurgl): Populationsdynamik; Zönotik; Anthropogene Beeinflussungen. Dissertation, Univ. Innsbruck, 157 S.
Leys, E., & H. Jäger, 1973. Naturdenkmal Eichenwald in Stams im Oberinntal. Tiroler Heimatblätter **48** (1), 21—26.
Loksa, I., 1973. Bodenzoologische Untersuchungen in den Alkali-Waldsteppen von Margita, Ungarn. 1. Untersuchungen der Arthropoden-Makrofauna, nebst Bemerkungen über die Oniscoidea-Arten. Opusc. Zool. Budapest **61** (1—2), 79—93.
— 1979. Quantitative Untersuchungen über die Makrofauna der Laubstreu in Zerreichen- und Hainsimsen-Eichen-Beständen des Bükk-Gebirges. Opusc. Zool. Budapest **16** (1—2), 87—95.
Macfadyen, A., 1962. Control of humidity in three funnel-type extractors for soil arthropods. In: Murphy, P. W. (ed.), Progress in Soil Zoology. Butterworth's, London, 158—168.
Meyer, E., 1979. Life-cycles and Ecology of High Alpine Nematophora. In: Camatini, M. (ed.), Myriapod Biology. Acad. Press, London, 295—306.
— 1980. Ökologische Untersuchungen an Wirbellosen des zentralalpinen Hochgebirges (Obergurgl, Tirol). IV. Aktivitätsdichte, Abundanz und Biomasse der Makrofauna. Veröff. d. Univ. Innsbruck **125**, Alpin-Biol. Stud. XIII, 53 S.
— 1981. Abundanz und Biomasse von Invertebraten in zentralalpinen Böden (Hohe Tauern, Österreich). In: Franz, H., Bodenbiologische Untersuchungen in den Hohen Tauern 1974—1978, Veröff. d. Österr. MaB-Hochgebirgsprogr. Hohe Tauern Bd. **4**, 153—178.
— 1983. Struktur und Dynamik einer Population von *Epichnopterix ardua* Mann (Lep.: Psychidae) in einem Krummseggenrasen der Hohen Tauern (Kärnten, Österreich). Zool. Jb. Syst. **110**, 165—177.
Meyer, E., & J. Phillipson, 1983. Respiratory metabolism of the isopod *Trichoniscus pusillus provisorius*. Oikos **40** (1), 69—74.
Newell, P. F., 1971. Molluscs. In: Phillipson, J. (ed.), Methods of Study in quantitative soil ecology: population, production and energy flow. IBP Handbook No. **18**, 128—149. Blackwell Sc. Publ., Oxford.
Mollon, A., 1982. Étude d'un écosystème forestier mixte. VII. Composition et phénologie du peuplement des Diptères à larves édaphiques. Rev. Écol. Biol. Sol **19** (2), 289—306.
Pedroli-Christen, A., 1981. Étude des peuplements de Diplopodes dans six associations forestières du Jura et du plateau Suisse (Région Neuchateloise). Bull. Soc. Neuchâtel. Sci. Nat. **104**, 89—106.
Petersen, H., & M. Luxton, 1982. A comparative analysis of soil fauna populations and their role in decomposition processes. In: Petersen, H. (ed.), Quantitative ecology of microfungi and animals in soil and litter. Oikos **39** (3), 287—388.
Reichle, D. E., 1968. Relation of body size to food intake, oxygen consumption, and trace element metabolism in forest floor arthropods. Ecology **49** (3), 538—542.
Roberts, H., 1957. An ecological study of the arthropods of a mixed woodland with particular reference to the Lithobiidae. Ph. D. Thesis, University of Southhampton, 200 S.
Satchell, J. E., 1971. Earthworms. In: Phillipson, J. (ed.), Methods of Study in Quantitative Soil Ecology: population production and energy flow. IBP Handbook No. **18**, 107—127. Blackwell Sc. Publ., Oxford.
Schaefer, M., 1982. Zur Funktion der saprophagen Bodentiere eines Kalkbuchenwaldes: e n .angfristiges Untersuchungsprogramm im Göttinger Wald. Drosera '**82** (1), 75—84.
Schauermann, J., 1977. Zur Abundanz- und Biomassendynamik der Tiere in Buchenwäldern des Solling. Verh. Ges. Ökol. Göttingen 1976, 113—124.
Standen, V., 1973. The life cycle and annual production of *Trichoniscus pusillus pusillus* (Crustacea: Isopoda) in a Cheshire Wood. Pedobiologia **13**, 273—291.
Swift, M. J., O. W. Heal & J. M. Anderson, 1979. Decomposition in terrestrial ecosystems. Studies in Ecology **5**, 372 S., Blackwell Sc. Publ. Oxford.
Volz, P., 1962. Beiträge zu einer pedozoologischen Standortslehre. Pedobiologia **1**, 242—290.
Wallwork, J. A., 1976. The Distribution and diversity of soil fauna. Acad. Press London, 355 S.
Wäger, H., 1982. Populationsdynamik und Entwicklungszyklus der Pseudoscorpione im Stamser Eichenwald (Tirol). Magisterarbeit, Inst. f. Zoologie d. Univ. Innsbruck, 47 S.
Wignarajah, S., & J. Phillipson, 1977. Numbers and Biomass of Centipedes (Lithobiomorpha: Chilopoda) in a Betula-Alnus woodland in N.E. England. Oecologia (Berl.) **31**, 55—66.
Wilmanns, O., 1978. Ökologische Pflanzensoziologie. 2. Aufl., 351 S. UTB 269, Quelle & Meyer, Heidelberg.

Anschrift der Verfasser: Mag. Dr. Erwin Meyer [korrespondierender Autor], Mag. Ingrid Schwarzenberger, Mag. Gerold Stark und Mag. Günther Wechselberger, Institut für Zoologie, Universitätsstr. 4, A - 6020 Innsbruck, Österreich.

**Synopsis:** *Original scientific paper*

MEYER, E., I. SCHWAZENBERGER, G. STARK & G. WECHSELBERGER, 1984. Bestand und jahreszeitliche Dynamik der Bodenmakrofauna in einem inneralpinen Eichenmischwald (Tirol, Österreich). [The soil Macrofauna in an inneralpine mixed oak wood and its seasonal dynamics (Tyrol, Austria)]. Pedobiologia **27**, 115—132.

In a mixed oak wood *(Quercus robur)* with a well developed herb layer *(Aegopodium podagraria)* the structure of the Macrofauna was investigated. The evaluation of the population density data are based on 77 samples (⌀ 30 cm, divided into three layers (strata) which were collected on 11 occasions between June 1980 and June 1981. A modified Kempson-Apparatus was employed as extraction technique. The biomass of the Macrofauna has been estimated by weighing the catch of each sample unit directly.

The annual mean abundance of the total Macrofauna was found to be 10,075 ind. $m^{-2}$, the biomass 10.3 g dry mass $m^{-2}$. Lumbricidae dominate the total Macrofauna biomass with a proportion of 62.8 %, other important groups are Gastropoda (9.8 %), Diplopoda (9.1 %), Diptera-Larvae (6.1 %) and Coleoptera (5.8 %). A high proportion (68.5 %) of the Macrofauna is concentrated within the loose part of the litter ($O_l$), 25.2 % was found in the compacted fermented litter and the upper humus layer ($O_f + A_{h1}$), only 6.3 % in the lower Humus layer ($A_{h2}$) and the adjacent C-layer. Seasonal changes of the vertical distribution could be illustrated within the Diplopoda and the Coleoptera-Larvae. The saprophages dominate in each of the 3 sample strata with more than 90 %. The average individual masses of the important taxonomical groups are low (Lumbricidae 8.8 mg dry mass Diplopoda 1.3 mg, Diptera-Larvae 0.11 mg).

**Key words:** Soil Macrofauna, standing crop, seasonal dynamics, biomass, population density, dominance structure, vertical distribution, Kempson-Extraction, inneralpine mixed oak wood, Tyrol, Austria.